

**Note complémentaire à l'étude systématique
et écologique d'*Atherina boyeri* Risso (Poissons, Cyprinidae)
dans sa zone de dispersion actuelle**

par André KIENER et Charles Jacques SPILLMANN *

Résumé. — La réception de lots d'*Atherina boyeri* de la mer Noire et de la mer Caspienne, ainsi que la prise de connaissance d'un article de БАЇМОВ (1963) sur les Athérines de la mer d'Aral, ont incité les auteurs à revenir sur divers problèmes évoqués dans une précédente mise au point sur les Athérines des côtes françaises (1969). De façon fort inattendue, les *A. boyeri* des deux mers Caspienne et d'Aral atteignent des tailles bien supérieures à celles de l'espèce dans le reste de sa vaste aire géographique : Atlantique, Méditerranée, mer Noire (lagunes et petites mers adjacentes). Par ce seul caractère, ces populations d'Athérines peuvent être rattachées à une sous-espèce valable : *A. boyeri caspia* Eichwald. Une discussion est ouverte pour essayer de déceler les raisons de cette grande taille.

Abstract. — The receiving of lots of *Atherina boyeri* from Black and Caspian seas, so as the knowledge of an article from БАЇМОВ (1963) on Aral Atherines, incited the authors to come back on several problems evoked in a precedent work on French coastal Atherines. *A. boyeri* of Caspian and Aral Seas attains much bigger lengths than that of the species in the rest of its wide geographical area : Atlantic, Mediterranean, Black Sea (adjacent brackish lagoons and little seas). On account of this single character, these populations of Atherines can be connected to a valid subspecies : *A. boyeri caspia* Eichwald. A discussion is opened to try to disclose the reasons of this big measurement.

Zusammenfassung. — Ein Los *Atherina boyeri* aus dem Schwarzen und dem Kaspischen Meer und auch eine Arbeit von БАЇМОВ (1963) über die Atherinen des Aralmeeres, hat die Verfasser ermutigt auf verschiedene Probleme aus einer früheren Arbeit über die Atherinen de französischen Küsten zurückzukommen. Ganz unerwartet war die Feststellung, dass die Atherinen des Kaspischen und des Aralmeeres viel grösser als die Arten des übrigen sehr ausgedehnten geographischen Verbreitungsbezirks : Atlantischer Ozean, Mittelmeer, Schwarzes Meer (angrenzende Lagunen und Kleine Meere). Diese Atherinen können infolge dieses unterscheidenden Merkmals zu der Nebenart *A. boyeri caspia* Eichwald gezählt werden. Eine Untersuchung ist im Gang, um den Grund dieser Grösse zu ermitteln.

* KIENER André, *Laboratoire de Biologie générale et d'Écologie de la Faculté des Sciences de Marseille, Saint-Charles. Place Victor Hugo, 13003 Marseille.*

SPILLMANN Charles Jacques, *Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons), Muséum national d'histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.*

Dans notre précédent mémoire « Contribution à l'étude systématique et écologique des Athérines des côtes françaises » (KIENER et SPILLMANN, 1969 : 64), nous avons posé le problème de la dispersion d'*Atherina boyeri* vers l'Atlantique d'une part et vers l'ensemble mer Noire — Caspienne d'autre part.

Deux faits nouveaux — la réception de collections mentionnées en Annexe I et provenant de la mer Noire et de la Caspienne, le travail de БАЙМОВ (1963) sur le développement « explosif » d'*Atherina mochon caspia* Eichw. (= *A. boyeri caspia* Eichwald) dans la mer d'Aral — nous ont incités à revenir sur ce problème. Par ailleurs, nous avons eu bon de compléter notre premier travail avec quelques références bibliographiques supplémentaires et quelques remarques (Annexe II), mais dans l'ensemble ces données ne modifient en rien notre mise au point sur les Athérines des côtes françaises.

Si l'on se rapporte aux études faites par les paléobiogéographes et les paléontologistes, on remarque qu'à l'ère tertiaire (au Mioène supérieur) les mers Noire, Caspienne et d'Aral actuelles n'étaient pas encore individualisées et formaient un grand ensemble dénommé mer Sarmatique (restes de la mer d'Obi, TROUËSSART, 1922), ouvert vers l'ouest sur l'emplacement actuel de la mer Égée et de la Méditerranée. C'est au Pliocène seulement qu'une mer aralo-caspienne s'est trouvée isolée par retrait progressif de la grande mer du Mioène. Au Pléistocène enfin, c'est-à-dire au début du Quaternaire, la mer d'Aral s'est trouvée isolée de la Caspienne. A partir de cette époque la disposition actuelle de ces mers est sensiblement réalisée, la mer Noire restant en communication avec la Méditerranée par la mer de Marmara et les mers Caspienne et d'Aral constituant des plans d'eau reliées du grand ensemble tertiaire. Nous reviendrons en détail sur ces problèmes au chapitre III.

On peut donc considérer que les populations d'Athérines peuplant aujourd'hui la mer Caspienne ont une origine commune avec les populations actuelles de la Méditerranée et que c'est par suite de leur isolement géographique, ainsi que de conditions écologiques particulières, qu'elles ont acquis les caractères distinctifs que nous étudions. Nous venons de parler de la mer Caspienne seule, car les Athérines actuelles de la mer d'Aral y ont été, en fait, introduites fort récemment, en 1954 (БАЙМОВ, 1963).

I. ÉTUDE DES ATHÉRINES DE LA MER NOIRE ET DE LA CASPIENNE

Un lot d'Athérines reçu de la Station « I. Boreea » (Roumanie) est conforme, par ses diverses caractéristiques, à la diagnose donnée par BANARESCU (1964) pour *Atherina mochon pontica* Eichwald.

Les caractères du lot que nous avons reçu : taille, couleur, caractères numériques et métriques, ne nous permettent pas, statistiquement, de les séparer des divers lots de la Méditerranée parmi lesquels nous n'avions pas pu valablement distinguer de sous-espèces (KIENER et SPILLMANN, 1969 : 47). Nous pensons que les populations de la mer Noire, malgré leur isolement actuel, ne constituent pas une race géographique.

En revanche, le cas d'*Atherina boyeri* de la Caspienne est différent (fig. 1). C'est grâce à l'obligeance de M. le Professeur SVETOVIDOV que nous avons pu recevoir récemment un

lot d'Athérines de Kaïdak bay (nord-est de la Caspienne). Reçus sous la dénomination d'*Atherina mochon pontica natio caspia*, la majorité des sujets avaient des tailles voisines ou dépassant 14 cm, dimensions nettement supérieures aux maximums de *tous les lots* d'autres provenances que nous avons déjà étudiés. De plus, la note de БАЙМОВ (1963) nous donne des renseignements intéressants quant au développement explosif et à la taille maximale de la même Athérine introduite en mer d'Aral à partir de la mer Caspienne. Nous y reviendrons par la suite.

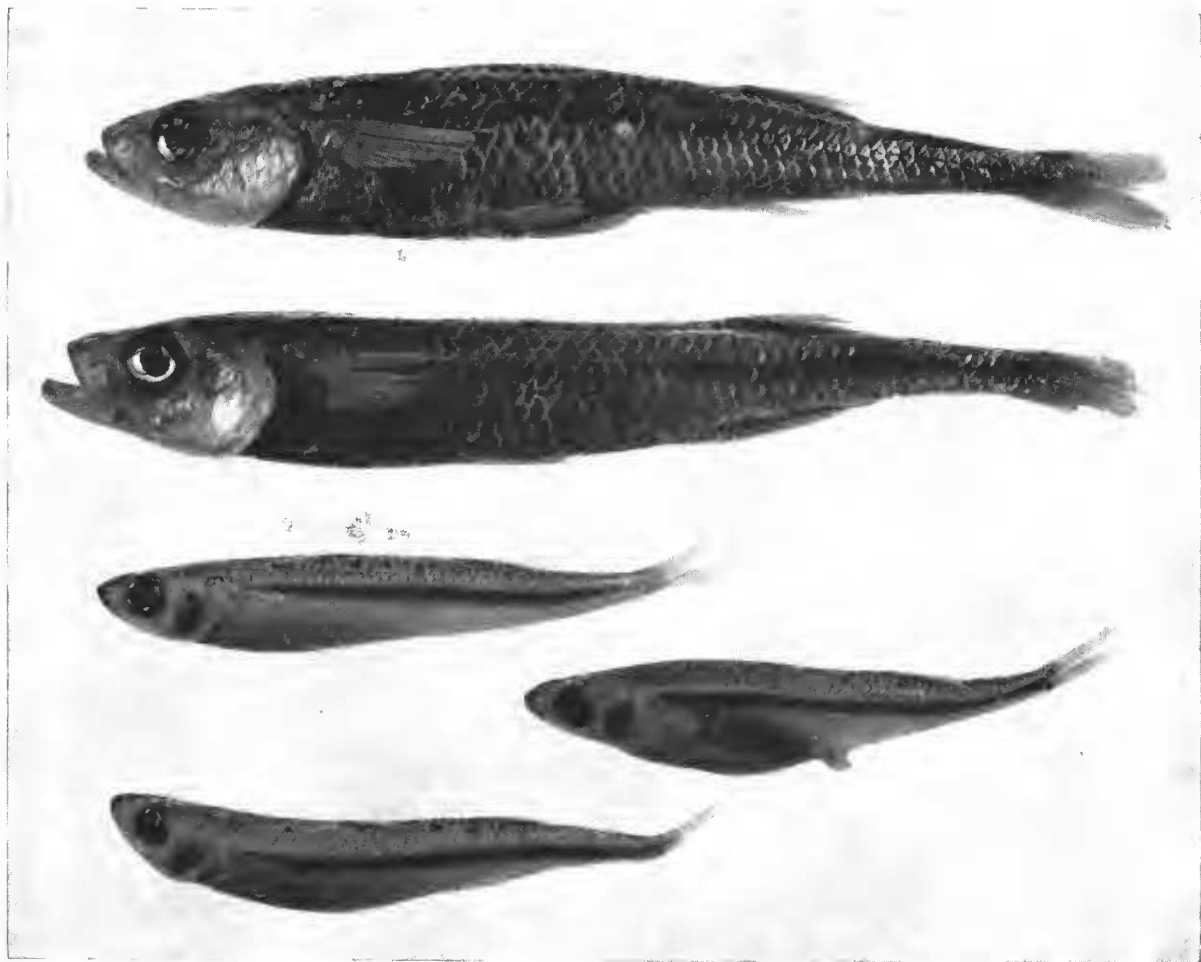


FIG. 1. — *Atherina boyeri* de la mer Caspienne (les deux exemplaires du haut) et *Atherina boyeri* de la mer Noire, de taille bien inférieure.

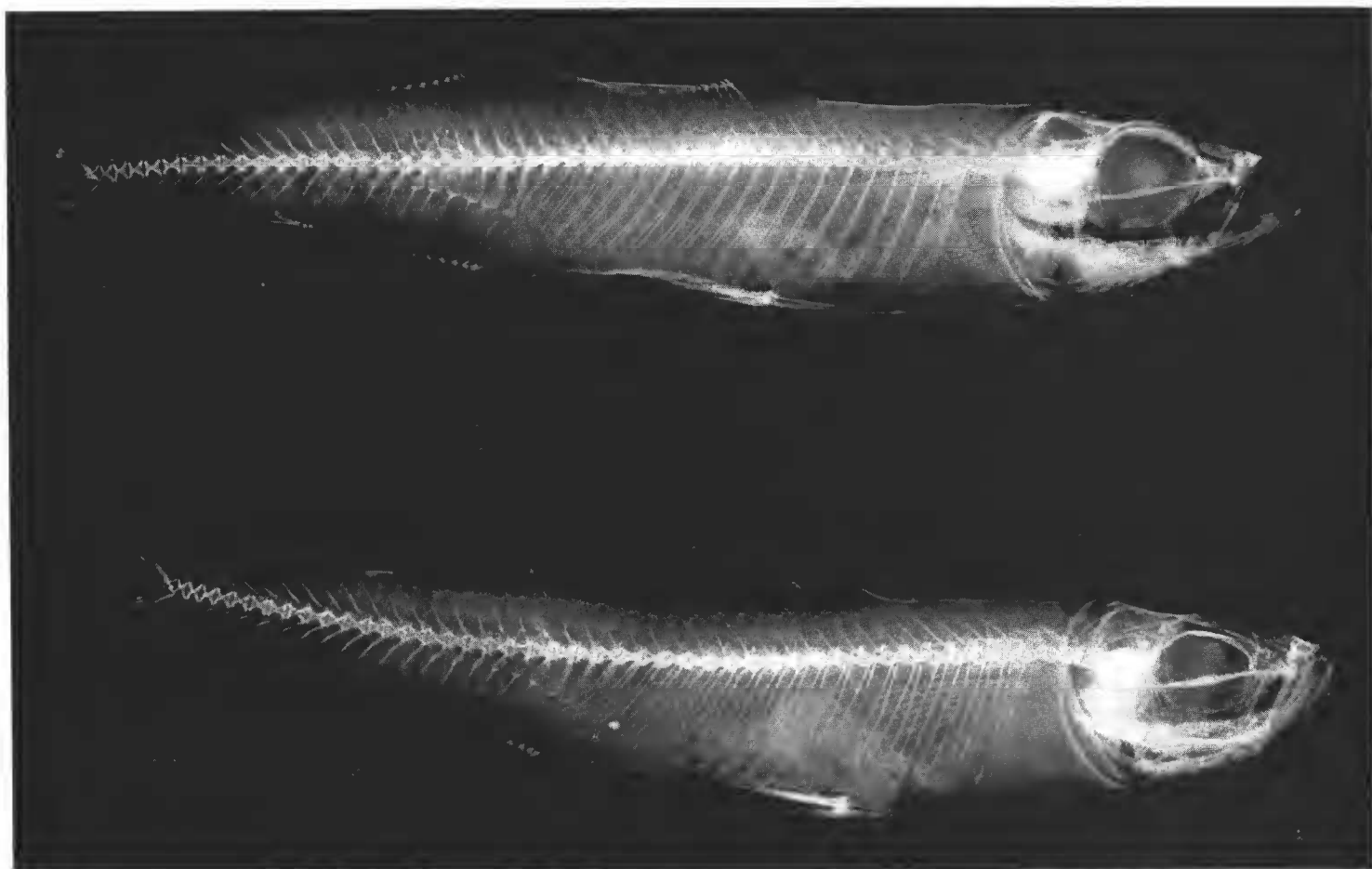
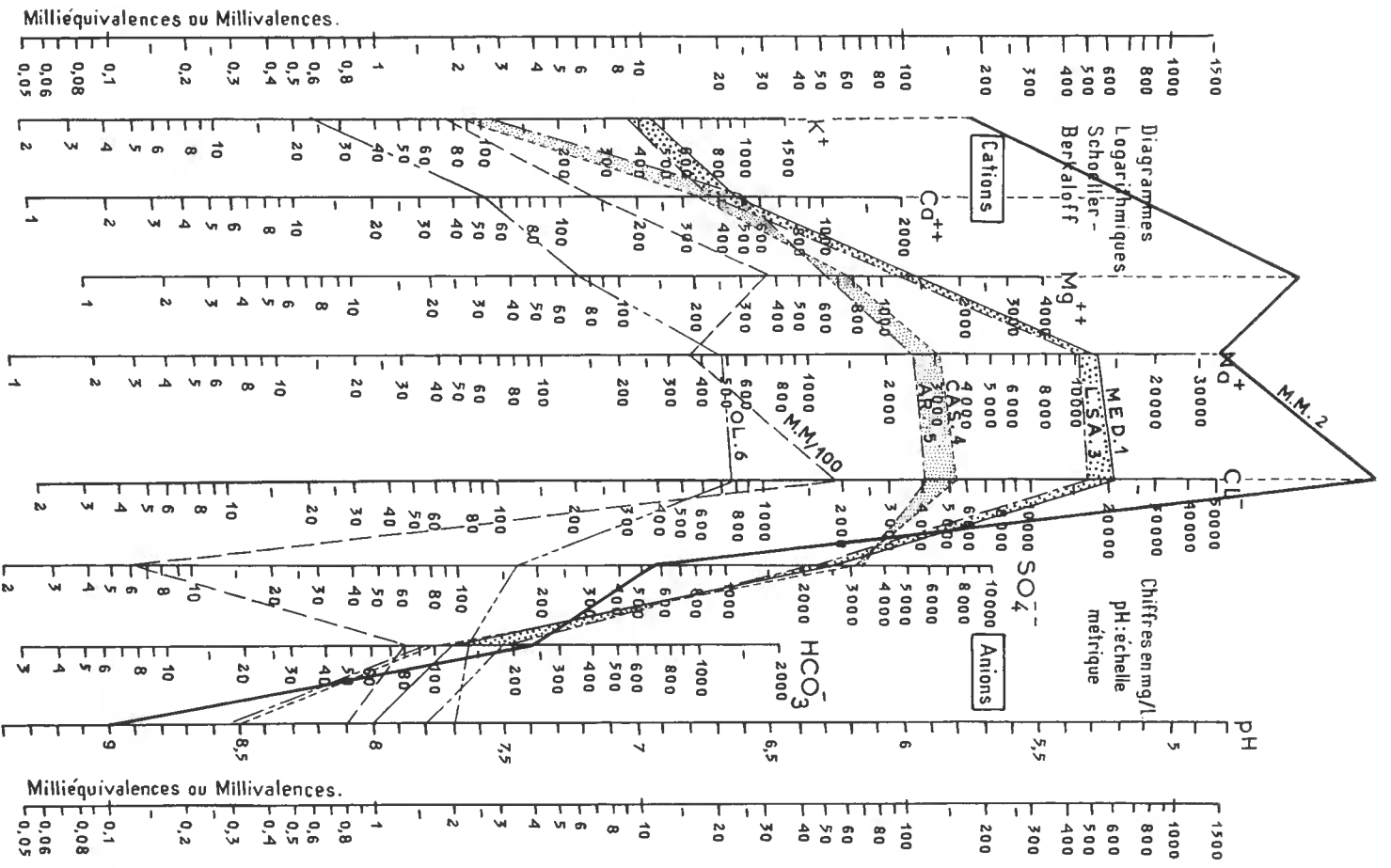


FIG. 2. — Radiographie. Les arcs hémaux de deux exemplaires d'*Atherina boyeri* présentent des variations au sein du même lot.

TABLEAU I. — Analyse chimique des eaux

ÉCHANTILLONS D'EAU	K	Ca	Mg	Na	Cl	SO ₄	HCO ₃	pH	S ^o / _{oo}	Graphique	OBSERVATIONS
Océan Atlantique ..	390	426	1254	10557	18973	2708	130	8	34,300		Courbe très voisine de celle de la Méditerranée.
Mer Méditerranée ..	450	470	1450	12300	21500	2800	120	8	38	1	Au large de Marseille.
Mer Morte.....	7260	13780	37000	36510	19440	600	250	9	290	2	Contient aussi des quantités importantes de Bore et d'Iode.
Mer Morte diluée ...	72	137	370	365	1944	6	80	8,1	2,960	2 bis MM/100	Mer Morte diluée 100 fois.
Liman Sasia	378	364	1219	10375	18252	2459	188	7,8	33,200	3	Lagune delta du Danube. Chiffres voisins de ceux de l'Océan Atlantique.
Mer Caspienne	81	325	752	3136	5353	3053	100	8,5	12,860	4	Salinités voisines de 1/3 de celle de la Méditerranée.
Mer d'Aral.....	110	492	620	2514	4092	3354	100	8,5	11,280	5	<i>Id.</i>
Golfe Kara Boghaz.	133	934	1159	4183	8241	2553	50	8,6	17,240		Plus salé que la Caspienne (pas de graphique).
Mer Noire	168	205	585	4752	8560	1740	102	8	17,600		Salinité voisine de la moitié de celle de l'Océan (pas de graphique).
Étang Olivier.....	24	51	72	480	780	170	130	7,7	1,880	6	Eaux d'hiver peu salées (pluies décembre 1966).

NOTA. — Tous les poids des ions sont donnés en mg/l, la salinité S^o/_{oo} (ou extrait sec) en g/l. Les graphiques correspondants (1 à 6 et MM/100) sont reproduits figure 3.



L'étude détaillée des spécimens en provenance de la Caspienne donne lieu à quatre observations essentielles :

1. La majorité des caractères numériques et métriques font que les Athérines de la Caspienne rentrent dans le cadre d'*A. boyeri* Risso s.l.

2. L'élargissement des arcs hémaux des premières vertèbres caudales témoigne d'une grande variabilité (fig. 2). Cette observation confirme notre opinion que sur ce seul caractère on ne peut maintenir l'espèce *A. bonapartei* Boulenger.

3. Nous avons vu, dans notre premier travail, que le nombre des branchiospines ne devait pas être retenu dans la systématique des Athérines, car il est essentiellement en relation avec l'habitat qui détermine le type de nourriture dominante. Dans le cas des Athérines de la Caspienne il est intéressant de noter le nombre relativement faible de ces branchiospines (21-26) et le fait que la Caspienne possède une faune ichtyologique à espèces dulçaquicoles dominantes (MARKEWITSCH, 1933), conséquence d'une salinité faible dans certaines de ses zones. Ces remarques suggèrent un rapprochement entre les conditions écologiques de la Caspienne et celles de certains étangs littoraux méditerranéens oligo-ou mésohalins.

4. C'est principalement par la *grande taille* à laquelle elles parviennent que les Athérines de la Caspienne se distinguent de leurs homologues appartenant également à l'espèce « *boyeri* » s.l. Les tailles de 14 cm sont fréquentes et la taille maxima de 15,4 cm pour plusieurs sujets du lot reçu n'est jamais atteinte par ceux de Méditerranée et de mer Noire dans lesquelles ils mesurent, suivant certains auteurs, exceptionnellement 12,5 cm (nous-même n'avons pas rencontré, pour les très nombreux lots étudiés, de sujets de plus de 10,4 cm). Cette différence importante, soumise à l'épreuve statistique, donne à elle seule une différence significative et permet de retenir cette race sur les plans à la fois biométrique, écologique et géographique. Par ce seul caractère de taille, joint à l'isolement géographique, l'Athérine de la Caspienne mérite la dénomination trinominale d'*Atherina boyeri caspia* Eichwald.

Parmi plusieurs hypothèses pouvant nous aider à expliquer cette grande taille, et sans faire intervenir une possible mutation, évoquons plusieurs possibilités :

a) *Nourriture*. La richesse biologique actuelle de la mer Caspienne est un fait bien connu (MORDUCHAI-BOLTOVSKOI, 1960) et plusieurs introductions récentes d'invertébrés (ZENKEVICH, 1957) y ont largement contribué par occupation des niches vides et utilis-

FIG. 3. — Composition chimique des eaux.

Les chiffres du tableau I et les graphiques reproduits ici mettent en évidence la parenté de certaines eaux aux courbes sensiblement parallèles (compte non tenu de l'ion HCO_3^- , ce qui est normal en raison de l'effet tampon du CO_2 de l'air). Ces eaux sont à regrouper, de ce fait, en familles suivantes :

- Méditerranée, Atlantique, mer Noire, Liman Sasic, étang Olivier (très dessalé, mais enrichi en Ca^{++}).
- Caspienne, Aral, Kara Boghaz (plus riche en Ca^{++}).
- mer Morte (d'origine et diluée).

Les graphiques correspondant à plusieurs eaux (Atlantique, mer Noire et golfe Kara Boghaz) n'ont pas été reproduits par souci de clarté.

TABLEAU II. — Milliéquivalents correspondant aux chiffres du tableau I

ÉCHANTILLONS D'EAU		K	Ca	Mg	Na	Total Cations	Cl	SO ₄	HCO ₃	Total Anions	OBSERVATIONS
Mer Méditerranée	me/l	11,5	23,5	120,5	535	690,5	606	58,4	2,0	666,4	Graphique 1 (fig. 4)
	% me	1,7	3,5	17,5	77,3	100	91	8,7	0,3	100	
Mer Morte	me/l	186	689	3090	1588	5553	5480	12,5	4	5496,5	Graphique 2
	% me	3,3	12,4	55,6	28,5	100	99,8	0,2	0	100	
Mer Morte diluée 100 fois	me/l	1,86	6,89	31	15,9	55,5	54,8	0,13	1,3	56,23	Graphique 2 bis (MM/100)
	% me	3,3	12,4	55,6	28,5	100	97,5	0,2	2,3	100	
Liman Sasie	me/l	9,7	18,2	101,5	451	580,4	515	51	3,0	569	Graphique 3
	% me	1,7	3,1	17,5	77,7	100	90,5	9	0,5	100	
Mer Caspienne	me/l	2,1	16,3	62,6	136	217	151	62,7	1,6	215,3	Graphique 4
	% me	1	7,5	28,8	62,7	100	70,2	29,1	0,7	100	
Mer d'Aral	me/l	2,8	24,6	51,6	109	188	115	70	1,6	186,6	Graphique 5
	% me	1,5	13	27,5	58	100	61,6	37,5	0,9	100	
Étang Olivier	me/l	0,62	2,5	6	20,9	30,02	22	3,5	2,1	27,6	Graphique 6
	% me	2,1	8,3	20	69,6	100	79,7	12,6	7,7	100	

NOTA. — Seules ont été reportées dans ce tableau, les eaux pour lesquelles ont été établis les graphiques de Maucha (fig. 4).

tion plus complète des ressources trophiques. L'on sait que dans bien des cas, notamment en aquiculture, une nourriture abondante à tous les stades de développement contribue à assurer aux animaux une croissance plus rapide et des tailles maximales plus élevées.

b) *Rapports ioniques*. Le tableau I précise les chiffres relatifs aux principaux ions des eaux de plusieurs mers, parmi lesquelles la Caspienne, la mer d'Aral et la mer Noire. Les graphiques 4 et 5 (fig. 3) représentent les compositions chimiques des deux premières. Par ailleurs, se basant sur les chiffres précisés dans le tableau II, la figure 4 donne les graphiques de МАУСНА (1932) pour certaines de ces eaux, mettant en évidence les rapports ioniques assez différents pour la Caspienne et la mer d'Aral d'une part (4 et 5), la Méditerranée et le Liman Sasic d'autre part (1 et 3). Les graphiques établis pour la mer Noire et l'Atlantique seraient très analogues à ceux de la Méditerranée. C'est donc déjà mettre en évidence la large eurythropie (PORA, 1960 et 1969) de l'espèce pouvant vivre dans des milieux aux compositions chimiques aussi variées.

Afin de confirmer cette plasticité « eurythropique » de l'espèce, l'un de nous (A. KIENER) a fait séjourner en aquarium des Athérines en provenance de l'étang de l'Olivier dans l'eau diluée de la mer Morte, avec une salinité totale de 3 g/l. A notre étonnement les Athérines ont bien vécu pendant plus de trois semaines, ce qui semble prouver que la mer Morte agit sur les biocénoses surtout par son excès de sels totaux (près de 300 g/l) plus que par sa composition ionique. C'est en raison de cette expérience (eau ramenée par A. KIENER en août 1968 lors d'un Colloque en Israël) que les graphiques (fig. 3 et 4) comportent deux eaux : mer Morte pure et même eau diluée au 1/100^e.

Les fortes teneurs des eaux de la Caspienne et de la mer d'Aral en ions Ca^{++} (favorisant l'ossification), Mg^{++} et SO_4^{--} peuvent s'ajouter à l'action de la nourriture.

Les trois familles mises en évidence sur la figure 3 réapparaissent également sur la figure 4, avec des pourcentages ioniques particuliers à chaque famille (chiffres arrondis) :

	K^+	Na^+	Ca^{++}	Mg^{++}	SO_4^{--}	Cl^-
Famille de la Méditerranée	2	69/77	3/8	17/20	9/12	79/90
Famille de la Caspienne.....	1	58/62	7/13	27/29	29/37	61/70
Famille de la mer Morte	3	29	12	56	0,2	98

II. ATHÉRINES DE LA MER D'ARAL

On sait, d'après le travail de БАЙМОВ (1963), comment les Athérines de la Caspienne ont été fortuitement introduites dans la mer d'Aral avec un lot important d'alevins de Muges. Il est intéressant de signaler, ici, un cas de développement « explosif » conditionné à la fois par l'occupation d'une niche vide et par une nourriture abondante (KIENER, 1968). Le nom retenu pour ces Athérines est, bien entendu, celui de la sous-espèce de la Caspienne : *Atherina boyeri caspia* Eichwald et les graphiques des figures 3 et 4 nous montrent l'analogie d'une partie des conditions écologiques (salinité, rapports ioniques) entre la mer d'Aral et la Caspienne.

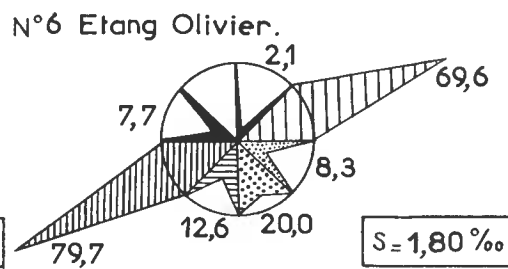
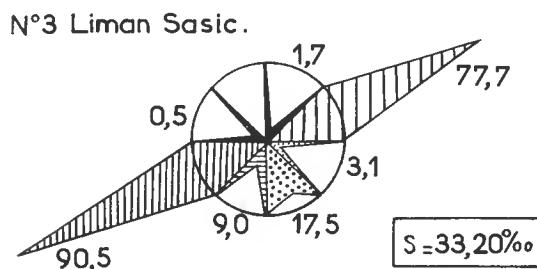
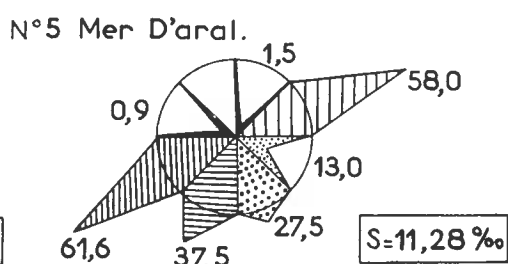
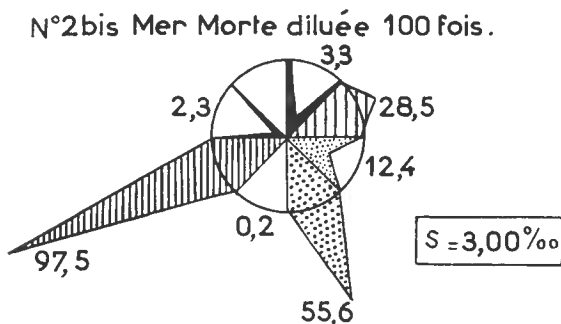
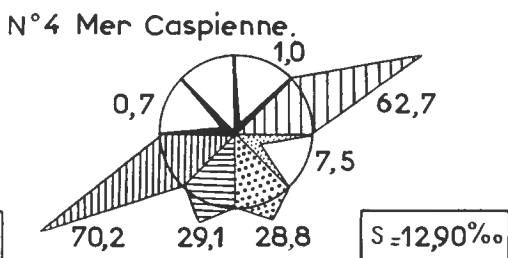
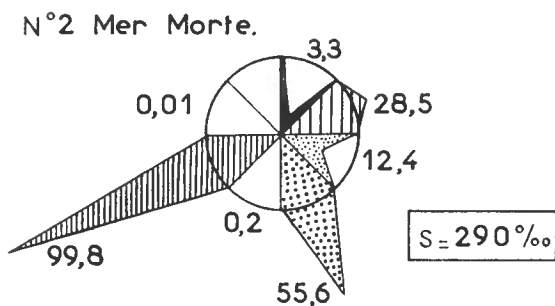
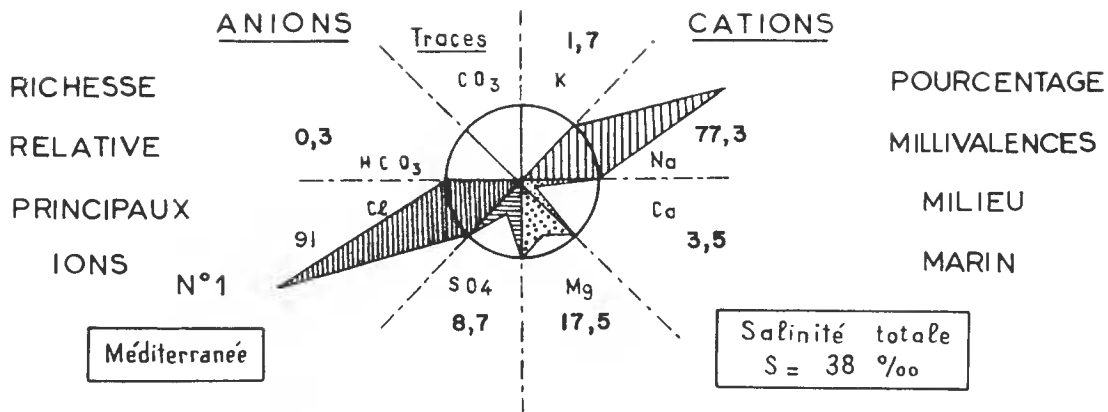


FIG. 4. — Diagrammes de Maucha.

III. CONSIDÉRATIONS SUR LA RÉPARTITION DES ATHÉRINES DANS LE COMPLEXE MER NOIRE — CASPIENNE — ARAL

Les ancêtres de nos Athérines sont fort mal connus et seuls quelques sujets fossiles, souvent très fragmentaires, ont pu être rapportés aux formes actuelles par l'étude des otolithes. C'est ainsi que KÖKEN (1884 : 536) donne une première description de l'otolithe d'*Atherina hepsetus* recueilli dans des formations oligocènes de l'Allemagne du nord. Si la description répond à la forme générale des otolithes du genre *Atherina*, l'auteur ne donne malheureusement pas de dessin et l'attribution à une espèce donnée semble difficile. Par ailleurs SCHUBERT (1906) décrit sous le nom d'*Otolithus austriacus* un otolithe de poisson trouvé dans le Mioène autrichien, pièce qu'il considère comme provenant d'une Athérine. Il précise d'ailleurs, en la comparant à celle d'*Atherina hepsetus*, qu'il n'a pas de doute quant au genre. La reproduction photographique de cet otolithe est très nette et celui-ci est très voisin de celui d'*A. boyeri*. Enfin CHAINE (1958), dans son étude des otolithes, figure ceux de quatre espèces d'Athérines : *A. hepsetus*, *A. presbyter*, *A. boyeri* et *A. mochon*. Nous y constatons une très grande similitude entre les formes qu'il donne pour *A. boyeri* et *A. mochon*, ce qui confirme, par ce nouveau caractère, la mise en synonymie de ces deux espèces.

En étudiant l'histoire des mers de la vaste région aralo-pontique (fig. 5), nous pouvons schématiser les principales phases géologiques comme suit, en partant de l'époque du Mioène supérieur (Vindobonien) :

a) à cette époque (schéma A), la mer euxinique est encore en relation avec la mer aralo-caspienne (TERMIER, 1952) ;

b) au Pliocène (schéma B), il y a séparation de ces deux mers et l'on conçoit aisément qu'avec la dessalure progressive de la mer aralo-caspienne, seule *A. boyeri* subsiste ;

c) au Pleistocène (schéma C) s'accomplit la séparation entre la Caspienne et la mer d'Aral et c'est à l'une des transgressions de la Caspienne qu'est due la présence de *A. boyeri*, reliée dans les lacs Top Yatan et Karategelek dans la vallée de l'Uzboï (BERG, 1949).

La disparition d'*A. boyeri* de la mer d'Aral peut être due à plusieurs causes et parmi elles-ci nous serions tentés de retenir, comme facteur important, la faible résistance de l'espèce à certaines influences telles que celle de la température par exemple. En effet, en raison du peu de profondeur de cette mer (60 m au maximum et plus de 40 m sur une très faible superficie, alors que la Caspienne atteint plus de 900 m) avec une profondeur moyenne voisine de 200 m), les espèces qui l'habitent sont plus dépendantes des fluctuations des conditions écologiques (en particulier température et salinité) et la faible longévité de l'espèce (trois ans au maximum) la rend particulièrement vulnérable à des conditions extrêmes se maintenant pendant plusieurs années consécutives. C'est ainsi d'ailleurs que БАЙМОВ (1963) signale plusieurs hécatombes d'Athérines dues à des abaissements

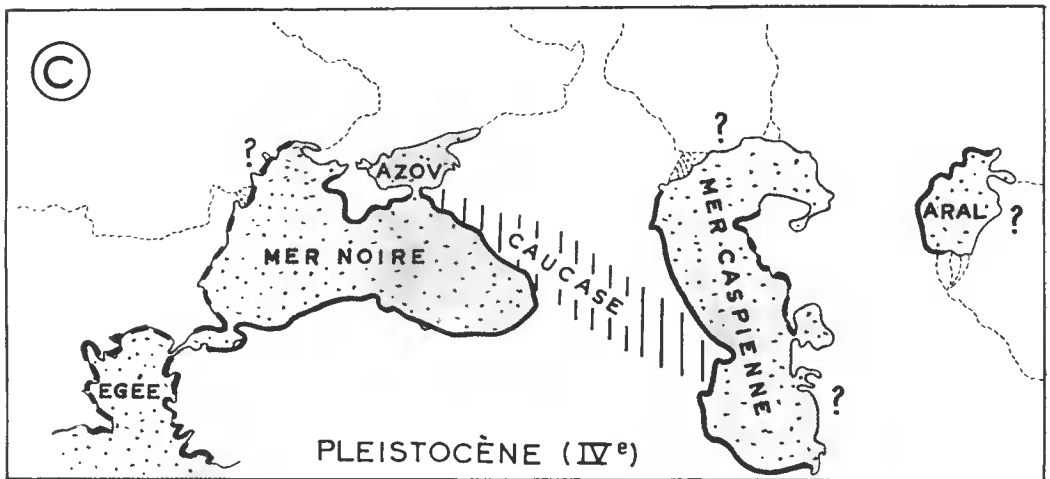
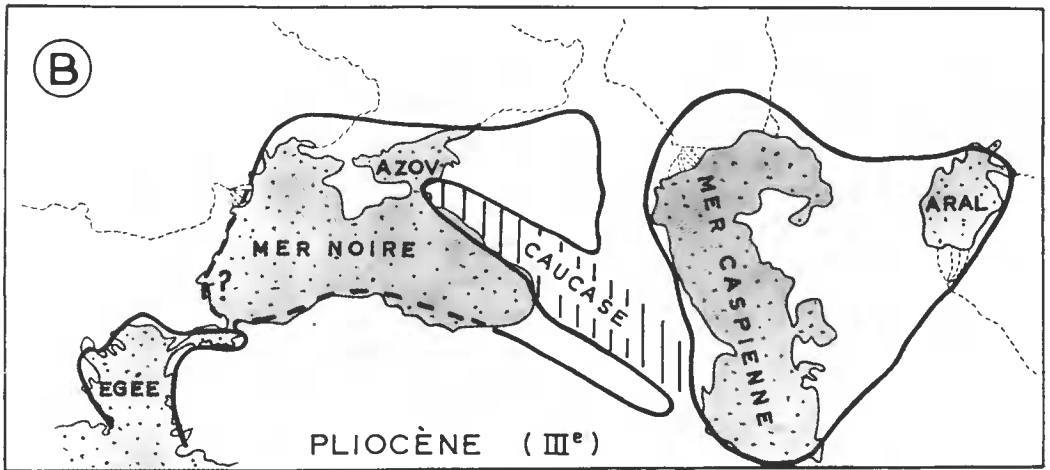
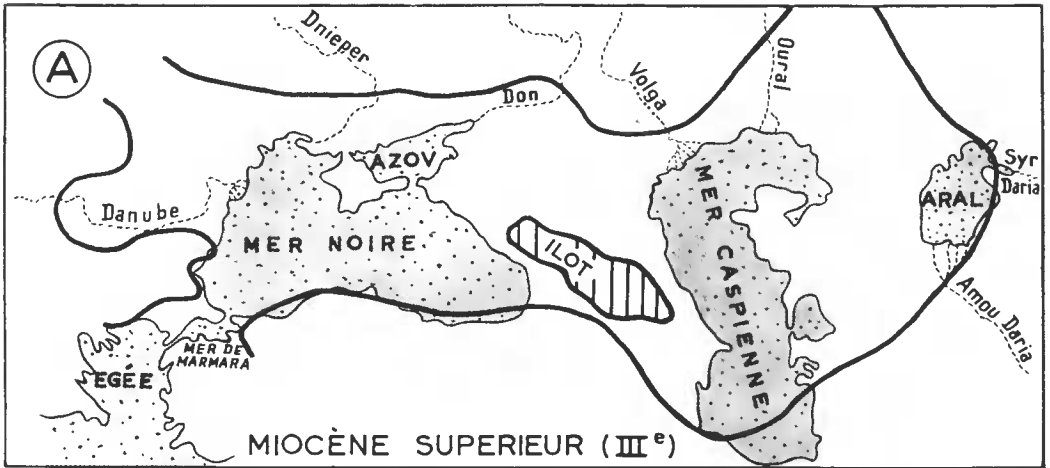


FIG. 5. — Les mers de la région aralo-pontique du Miocène supérieur au Pleistocène.

brusques de température (en saison hivernale). L'un de nous (A. KIENER) a pu observer plusieurs fois cette sensibilité au froid dans les eaux lagunaires du Midi de la France et tout récemment encore, en janvier 1970, il a eu l'occasion d'assister à des mortalités massives d'Athérines chassées de l'étang de l'Olivier (vers Berre) par une forte vague de froid. La population de ces Athérines était également décimée par la maladie de la « mousse » (*Saprolegnia parasitica*).

Cette maladie est bien connue et l'on sait qu'elle peut affecter de nombreuses espèces de poissons, l'infestation ayant souvent lieu, comme c'est le cas ici, quand l'organisme est en état de déficience. Aucune littérature (du moins à notre connaissance, y compris l'ouvrage « Parasitology of Fishes » de DOGIEL, PETRUSHEVSKI et POLYANSKI, 1961) ne signale cette maladie sur les Athérines, c'est pourquoi nous décrivons avec détail le cas que nous avons pu observer pendant plusieurs jours consécutifs.

TABLEAU III. — Températures et vitesse des vents relevées à l'étang de l'Olivier, au mois de janvier 1970

Dates	Température de l'air (° C)	Vents (km/h)	OBSERVATIONS
10 au 17	Entre 0 et 8		Mistral fréquent
18	— 4,2	29	Mistral
19	1,6	43	Vent d'est
20	— 3,1	18	Vent sud
21	2,4	36	Mistral
22	— 3	32	Mistral
23	— 0,1	22	Vent d'est
24 au 28	Entre 2,1 et 7,8	14 à 36	Vents sud dominants

Sorties
importantes
d'Athérines

C'est à la suite d'une période de rafraîchissement marqué et de fort mistral brassant violemment les eaux (voir tableau III) que nous avons observé une sortie massive de poissons fuyant l'étang de l'Olivier vers celui de Berre (phénomène fréquent en hiver dans les lagunes méditerranéennes, surtout pour les Muges et les Athérines). Observés dans l'eau, les poissons malades furent vite repérés par le « duvet » blanchâtre qui recouvrait par endroits le corps (duvet que l'on ne perçoit plus quand on sort le poisson de l'eau, les thalles de phycomycètes étant alors plaqués sur la peau). Les poissons nageaient, dans l'ensemble, à un rythme plus lent que celui observé habituellement et plus près de la surface de l'eau. Inutile de dire que les captures d'Athérines, passant en bandes serrées et importantes dans le canal qui les mène vers Berre, étaient spectaculaires. La « mousse » ne rend pas d'ailleurs les poissons impropres à la consommation. Nous avons facilement effectué plusieurs captures de ces sujets dont les plus atteints étaient déjà mourants et nous les avons transportés au laboratoire pour y observer l'évolution de l'épidémie. Malgré plusieurs essais pour garder les sujets vivants en eau d'origine bien oxygénée, ce furent de véritables hécatombes dans ces populations dont près de 20 % étaient déjà, au départ, touchées par la maladie ! Le séjour en aquarium ne fit que multiplier très rapidement le nombre de pois-

sons atteints et quelques élevages de sujets isolés montra que ceux-ci, avant de mourir, pouvaient être à moitié recouverts en deux ou trois jours d'un véritable « manchon » de ce laeis blanchâtre. Il est évident que c'est le « coup de froid » qui est à l'origine de cette infestation explosive se développant sur des organismes mis en état de déficience physiologique.

Mme J. NICOT (Laboratoire de Cryptogamie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris) a bien voulu examiner nos échantillons et nous confirmer qu'il s'agissait bien de *Saprolegnia parasitica* Coker, sous leur forme végétative, avec nombreux chlamydospores disposés le plus souvent en chaînes ; nous sommes heureux de reproduire, ici, une partie des précisions qu'elle nous a données à ce sujet :

« TIFFNEY (1939) a démontré expérimentalement que *Saprolegnia parasitica* est capable d'attaquer un large éventail d'hôtes : grenouilles, salamandres, poissons (appartenant à 9 familles marines ou d'eaux douces). La résistance des différentes espèces à la maladie est très variable, des lésions antérieures abaissant considérablement cette résistance. Les symptômes de la maladie sont identiques chez tous les hôtes observés.

Le caractère parasitaire du champignon a été souvent mis en question. KANOUSE (1932) souligne la difficulté de prouver que les poissons sains peuvent être attaqués et que leur mort est bien due à l'invasion par le champignon. Les observations de HUXLEY (1882) sur les épidémies sévissant parmi les saumons des rivières de Grande-Bretagne sont en faveur de l'attaque de poissons sains ; le champignon peut, à partir des régions altérées, progresser dans les tissus sains ; il serait donc bien parasite. Le même auteur observe que la présence du Saprolegne n'affecte plus les saumons retournés en eaux salées. Selon TIFFNEY les symptômes de la maladie suggèrent trois causes de décès possibles :

- a) par destruction des tissus ;
- b) par production de toxines entraînant la paralysie et la mort ;
- c) par entrée de l'eau dans l'organisme consécutive à la destruction de l'épiderme, provoquant un déséquilibre isotonique (dilution excessive du milieu intérieur chez les espèces d'eau douce, déshydratation en milieu salé).

L'éviction du champignon est pratiquement impossible aussi bien dans les élevages qu'en eaux vives ; la seule mesure efficace consiste à éliminer soigneusement les poissons et les œufs infectés. »

À la suite de ces précisions, signalons que les Athérines étaient parfaitement saines avant le coup de froid du 18 janvier et que les mortalités les plus rapides furent observées sur des sujets attaqués sur la tête. Les zones envahies ne présentaient aucune blessure ou trace de lésion, seules les écailles, pouvant se détacher facilement, étaient légèrement soulevées par suite de l'envahissement par le champignon. Les chairs de ces zones sont cependant légèrement décolorées et elles sécrètent du mucus, d'où une prolifération de eiliés se nourrissant et se développant aux dépens de ce dernier (observation au binoculaire sur du matériel frais). Il ne semble pas y avoir, pour l'ensemble des attaques, de région du corps plus particulièrement vulnérable.

CONCLUSION

Dans notre précédent travail nous avons mis en évidence la proche parenté d'*Atherina* (*Hepsetia*) *boyeri* et d'*Atherina* (*Hepsetia*) *presbyter* en opposition à *Atherina* (*Atherina*) *hepsetus*. Pour la fréquence des vertèbres (graphique p. 43) nous avons pu constater

un léger chevauchement entre le nombre des vertèbres d'*A. presbyter* des côtes marocaines et celui d'*A. boyeri*, tout comme un faible chevauchement avait pu être mis en évidence pour les nombres respectifs des écailles d'*A. boyeri* capturés en mer Noire et celles d'*A. presbyter*.

En ce qui concerne la taille, nous avons observé que les Athérines de la Caspienne et celles de la mer d'Aral, *A. boyeri caspia*, atteignent, de façon inattendue, les tailles courantes d'*A. presbyter*, ce qui représente des chiffres de près de 50 % plus élevés que pour les sujets d'*A. boyeri* capturés dans les autres mers (Méditerranée, mer Noire et océan Atlantique).

Les caractères présentés par les populations d'*A. boyeri* de la Caspienne et de l'Aral marquent la tendance de celles-ci à se rapprocher d'*A. presbyter*, confirmant, de ce fait, nos premières conclusions.

Alors que les populations d'*A. hepsetus* et d'*A. presbyter*, confinées en milieu marin, semblent être des populations aux limites stabilisées, n'offrant que de faibles écarts, les populations d'*A. boyeri caspia* confirment nettement l'opinion que nous avons sur l'espèce très polymorphe d'*A. boyeri* s.l., plus tolérante vis-à-vis de la variation des conditions écologiques et encore susceptible d'évoluer en raison de l'influence du milieu. Dans cet ordre d'idées, *A. boyeri* partage le sort de bien d'autres espèces à large valence écologique et rencontrées fréquemment dans les eaux saumâtres.

Il est probable que la sous-espèce *A. boyeri caspia* représente une forme génotypique particulière créée à la faveur de l'isolement géographique.

ANNEXE I

NOUVELLES COLLECTIONS REÇUES
DEPUIS LA PUBLICATION DE NOTRE PRÉCÉDENT MÉMOIRE (1969)

Espèces	Origine	Observations
<i>Atherina (Hepsetia) boyeri caspia</i> Eichwald	Kaïdak Bay (Caspienne)	Envoi du Pr. SVETOVIDOV, sous le nom d' <i>Atherina mochon pontica natio caspia</i> . Récolté en août 1934.
<i>Atherina (Hepsetia) boyeri</i> Risso	Mer Noire (Roumanie)	Envoi d'I. PORUM (Station I. Boreea Agigea-Constantza) sous le nom d' <i>Atherina mochon pontica</i> , en février 1969.
<i>Atherina (Hepsetia) boyeri</i> Risso	Étang de Palo (Corse)	Récolte d'A. KIENER, mars 1969.
<i>Atherina (Hepsetia) boyeri</i> Risso	Lagune El Biben (sud de la Tunisie)	Récolte d'A. KIENER, juin 1970 (Mission Tunisie).
<i>Atherina (Hepsetia) boyeri</i> Risso	Lagune du nord Sināï	Service de Recherches d'Israël. Haïffa.
<i>Atherina (Hepsetia) presbyter</i> Cuvier	Mer à Roscoff	Récolte avril 1969. Envoi de la Station de Roscoff.
<i>Atherina (Hepsetia) presbyter</i> Cuvier	Baie d'Arcahon	Récolte A. KIENER avec Station océanographique, juillet 1969.
<i>Pranesus pinguis forskali</i> Rüppert	Entedebir (Mer Rouge)	Envoi du Pr. STEINITZ. Israël. Récolte mars 1962.
<i>Pranesus pinguis forskali</i> Rüppert	Massawa Channel (Mer Rouge)	Envoi du Pr. STEINITZ. Récolte décembre 1957.

ANNEXE II

Comme nous l'avons précisé dans notre introduction, cette annexe regroupe brièvement un certain nombre de nouvelles références bibliographiques et quelques remarques récentes, mais celles-ci ne modifient en rien les conclusions de notre premier travail qu'elles complètent.

— Dans son travail de 1942, ERAZI signale *A. presbyter* dans le Bosphore, ce qui, en l'absence de toute précision, nous semble tout simplement une interprétation erronée d'une population d'*A. boyeri* car nous sommes bien loin de l'Atlantique !

— Dans leur article de 1958, FURNESTIN *et al.* citent, pour les côtes de l'Atlantique, la présence d'*Atherina caspia* Eichwald qu'ils mettent en synonymie avec *A. rissoi* Valenciennes et *A. mochon* Cuvier. Ces auteurs signalent que l'espèce fréquente les estuaires et quelquefois les eaux douces.

— ROURE (1959) signale dans l'étang de Thau trois espèces : *A. hepsetus*, *A. mochon* et *A. rissoi*, en remarquant déjà que ces deux dernières espèces sont excessivement voisines. Le maintien de ces deux dernières formes semble provenir, comme nous l'avons déjà largement exposé, du polymorphisme de l'espèce et de la variété des biotopes.

— KÄSBAUER (1963) note, d'une part, la présence d'*A. mochon caspia* Eichwald sur les côtes méridionales de la Caspienne et, d'autre part, d'*A. forskali* Rüppert dans le golfe Persique. Nous retrouvons là la forme de l'océan Indien dont nous avons signalé la présence en Méditerranée, sur les côtes d'Israël, et venant de la mer Rouge, sous le nom de *Pranesus pinguis forskali* Rüppert.

— Dans son ouvrage de 1969, WHEELER donne quelques détails sur la biologie d'*Atherina mochon* (= *boyeri*) et donne trois stations sur la côte occidentale de l'Angleterre.

— Signalons la note très intéressante de SCHIEKEN et SWENNEN qui, en 1969, signalent également la présence d'*Atherina boyeri* (sous le nom d'*A. mochon*) dans les eaux côtières de Hollande.

— Enfin la radiographie de spécimens d'*A. boyeri* du nord Sinaï a montré que le nombre de vertèbres de ce lot est, comme pour celui de Tunisie et pour un ancien lot d'Israël, parmi les chiffres minimum des vertèbres des divers lots reçus. Par ce nouvel exemple nous confirmons que le nombre diminue régulièrement avec l'élévation de température et qu'il y a, en moyenne, diminution de trois vertèbres pour les populations des côtes sud de la Méditerranée par rapport aux rivages nord (France — Italie).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAÏMOV, V. A., 1963. — Increase of *Atherina mochon caspia* in Aral Sea. *Dokl. Akad. Nauk. SSR*, **9** : 57-59 (en russe).
- BANARESCU, P., 1964. — Fauna Republicii Populare Romine. Pisces-Osteichthyes-Bucarest. **13**, 962 p.
- BERG, L. S., 1949. — Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries. (4^e édition, traduit du russe. Israël Programm for scientific translations. Jerusalem 1965), **3** : 71-74.
- BRAUNS, E., 1958. — Ozeanologie. 1 : Einführung in die Ozeanologie — Ozeanographie. Berlin. D.V.W., 420 p.
- CHAINE, J., 1958. — Recherches sur les otolithes de poissons. *Bull. Cent. Étud. Rech. scient. Biarritz*, **2** (2) : 196-209.
- ERAZI, R., 1942. — Marine fishes found in the Sea of Marmara and the Bosphorus. *Istanb. Üniv. Fen. Fak. Mecm.*, ser. B, Sci. nat., **7** (1-2) : 411.
- FURNESTIN, J., et coll., 1958. — Données nouvelles sur les poissons du Maroc Atlantique. *Revue Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **22** (4) : 413-414.

- GILLET, S., et G. ACHARD, 1947. — Le problème de l'euryhalinité : quelques études sur les faunes des Limans. *Revue scient.*, Paris, **85** (13) : 785-805.
- GUILCHER, A., 1954. — Quelques caractères de la Mer d'Aral. *Ann. Géogr.*, n° 63 : 222-226.
— 1965. — Précis d'hydrologie marine et continentale. Paris : 20-21.
- HUXLEY, T. H., 1882. — *Saprolegnia* in relation to Salmon disease. *Q. Jl. Mic. Sci.*, **22** : 311.
- KANOUSE, B. B., 1932. — A physiological and morphological study of *Saprolegnia parasitica*. *Mycologia*, **24** : 431-451.
- KÄSBAUER, P., 1963. — Zur Kenntnis der Ichthyofauna von Iran. *Annln naturh. Mus. Wien*, **66** : 317-355.
- KIENER, A., 1968. — L'évolution des populations de Sandre dans deux étangs méditerranéens. *Terre Vie*, **4** : 470-499.
- KIENER, A., et C. J. SPILLMANN, 1969. — Contributions à l'étude systématique et écologique des Athérines des côtes françaises. *Mém. Mus. Hist. nat.*, nouv. sér., Sér. A, Zool., **40** (2) : 33-74, 8 pl.
- KOKEN, E., 1884. — Über Fish — Otolithen, insbesondere über diejenigen der norddeutschen Oligocän — Ablagerungen. *Z. dt. geol. Ges.* : 500-565.
- MARKEWITSCH, A., 1933. — Les crustacés parasites des poissons de la Mer Caspienne. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, n° 638, 23 p.
- MAUCHA, R., 1932. — Hydrochemische Methoden in der Limnologie. Stuttgart. **12** (in : coll. Die Binnengewässer publiée par A. THLENEMANN).
- MORDUCHAI-BOLTOVSKOI, Ph. D., 1960. — Caspian fauna in the Basin of the Azov and Black seas. Moscou. Académie des Sciences, 288 p. (en russe).
- NIKOLSKY, G. W., 1933. — Die Aralische Karpen (Systematik, Biologie und Fang). Aralsee Division, Institut mariner Fischerei Aralsk, **3** : 5-75 (en russe, résumé en allemand).
- NIKOLSKY, G., 1940. — The Fishes of the Aral Sea. Moscou, *Contr. Connaiss. Faune et Flore U.R.S.S.*, N.S. Sect. Zool., **1** : 1-126 (en russe).
- PALOMBI, A., et M. SANTARELLI, 1969. — Gli animali commestibili dei mari d'Italia. Milan, 3^e édition, 448 p.
- PETRESCU, P., 1932. — Étude géochimique des Limans du S.E. de la Bessarabie. *Anuar. Inst. Géol. al. Români*, **17** : 225-263.
- POLOZOV, V. O., 1968. — Discussion two opinions on the water temperature anomaly of the eastern shores of the middle Caspian (traduit du russe). Academy of Sciences of the URSS, *Oceanology*, **8** (1) : 127-131.
- PORA, E. A., 1946. — L'influence du pH du milieu extérieur sur la survie des alevins d'*Atherina pontica* Eichw. et de *Temnodon saltator* L. de la Mer Noire. *Notat. biol. Bucuresti*, **4** (1-3) : 174-178.
— 1960. — L'Homéorapie, une notion à préciser dans la physiologie écologique des animaux aquatiques. *Rapp. P.-v. Réun. Commn. int. Explor. scient. Mer Méditer.*, **15** (3) : 171-188.
— 1969. — L'importance du facteur rhopique (équilibre ionique) pour la vie aquatique. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **17** : 970-986.
- ROURE, Th., 1959. — Contribution à l'étude du genre *Atherina* du Bassin de Thau. Dipl. Ét. Sup. Fac. Sci., Montpellier. Doc. ronéo., 82 p.
- SCHOELLER, H., 1956. — Géochimie des eaux souterraines (applications aux eaux des gisements de pétrole). Édit. Technip., 213 p.
- SCHRIEKEN, B., et C. SWENNEN, 1969. — *Atherina mochon* Cuv., a second species of sand smelt (Pisces, Atherinidae) from dutch coastal waters. *Netherl. Journ. Sea Res.*, **4** (3) : 372-375.
- SCHUBERT, R. I., 1906. — Die Fishotolithen des Ostern-ungar Tertiär. *Jahr. der K-K Geologischen Reichsanstalt*, **56** (3-4) : 650-651.

- SMITH, R. J., 1959. — Les problèmes écologiques et physiologiques des eaux saumâtres (en anglais). *Mar. Biol.*, 30^e Colloque annuel. Oregon State College : 59-69.
- TERMIER, H., et G. TERMIER, 1952. — Histoire géologique de la Biosphère. Paris. Édit. Masson, 724 p.
- TERMIER, P., 1920. — Les Océans à travers les âges. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, n° 443.
- TIFFNEY, W. N., 1939. — The host range of *Saprolegnia parasitica*. *Mycologia*, **31** : 310-321.
- TORTONESE, E., 1967. — Su alcuni pesci del Golfo di Genova. *Annali Mus. Civ. Stor. nat. « Giacomo Doria »*, **4** (177) : 3-5.
- TROUSSERT, E. L., 1922. — Distribution géographique des Animaux. Doin, Paris, 332 p.
- WEILER, W., 1958. — Otolithi piscium (Neubearbeitung) Fossilium catalogus I : Animalia. *Junk, s-gravenage*, pars 117, 196 p.
- WHEELER, A., 1969. — The fishes of the British Isles and North-West Europe. Macmillan, Londres, 613 p.
- ZENKEVICH, L. A., 1957. — Caspian and Aral Seas. In : Treatise on Marine Ecology and Paleoecology. 1. Ecology, Mem. 67, *Geol. Soc. Amer.* : 891-916.

Manuscrit déposé le 8 juillet 1971.

*Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n° 55, mai-juin 1972,
Zoologie 41 : 563-580.*

Achévé d'imprimer le 30 décembre 1972.